BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

60

N° 438 JANVIER - FÉVRIER 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.

Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.

Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.

Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.

Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.

Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 438, janvier-février 1977, Sciences de la Terre 60

Les Hipparions africains : valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures

par Véra Eisenmann *

Résumé. — Le riche matériel inédit du Plio-pléistocène de l'Éthiopie (Omo et Afar) et du Kenya (Est Turkana) a servi de base à l'étude de l'évolution morphologique et biométrique des jugales inférieures d'*Hipparion* en Afrique. La comparaison avec les principaux gisements africains à *Hipparion* montre l'intérêt biostratigraphique de certains caractères et ses limites.

Abstract. — Lower cheek teeth of late African hipparions exhibit some peculiarities — caballine double knots, shallow external folds, more or less developed ectostylids — putting them quite apart from the classical hipparions.

The different kinds of double knots (caballine, stenonine, hipparionine) are illustrated and their biostratigraphic value in the study of the African hipparions is stressed : "hipparionine" teeth are found earlier than 9 millions years (MY), "caballine" — later than 6,5 MY.

The occurrence of shallow external folds, usually characteristic of premolars, in some M_3, M_2 and even M_1 must result in the adoption of other differentiating criteria between premolars and molars. The possible evolutive significance of the shallow external fold is discussed.

The presence or lack of the ectostylid is difficult both to establish and to interprete. The occurrence of lower cheek teeth without ectostylid belonging to African caballine hipparions is certain. But the constant lack of ectostylid in any species or sub-species with caballine teeth is not absolutely proved : the ectostylid may be only occasionnally lacking. More material is needed to solve this question.

The increase in the occlusal length of the ectostylid during time is proved, illustrated and calculated on the East Turkana, Afar and Omo materials. The scatter diagram on ectostylid length / occlusal tooth length shows a gap between teeth from the lower and the upper level at East Turkana. Mean ectostylid index increases from 14 % to 25 % between the lower and the upper levels, i. e. between about — 4 and — 1 MY. Once the rate of this increasing is known, the mean ectostylid index of teeth collected inside one geological formation may enable us to assess the approximative age of this formation. An assessment was done for the Hadar and Shungura formations and the results proved to be consistent with radiometric and magnetochronologic data.

Introduction

Depuis quelques années les missions paléontologiques à la recherche d'Hominiens plio-pléistocènes se sont multipliées en Afrique. Elles ont récolté non seulement des Hominiens mais aussi des faunes entières dont l'étude améliore chaque jour notre connaissance

* *LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon 75005 Paris.*

du monde animal et de son évolution. En retour, cette étude apporte des renseignements précieux sur l'âge des gisements à Hominiens et sur le milieu où ils vivaient.

Les Équidés sont une des familles privilégiées tant par l'abondance relative du matériel récolté que par les problèmes évolutifs qu'ils posent et les précisions biostratigraphiques qu'ils apportent. C'est ainsi que la présence d'un *Equus* dans un gisement indique un âge probablement inférieur à 2 MA environ. La présence d'*Hipparion* sans *Equus* permet d'envisager un âge plus ancien. L'association des deux genres est fréquente et durable en Afrique où l'Hipparion a survécu à l'arrivée d'*Equus* alors qu'en Europe et au Proche-Orient (Eisenmann et Brunet, 1973) et probablement aussi en Asie (Eisenmann, 1975), cette association, si elle existe, est rare et éphémère. L'existence en Afrique de certaines espèces anciennes proches des Hipparions typiques d'Eurasie et d'autres, plus récentes, qui semblent exclusivement africaines, permet d'utiliser les Hipparions pour une datation des gisements en même temps qu'elle pose des problèmes d'ordre évolutif : doit-on considérer les formes récentes comme des autochtones ou des immigrants ? à quel moment la transformation ou l'immigration a pris place ? les formes récentes, si particulières, sont-elles le résultat d'une évolution originale ou d'une tendance évolutive générale du genre qui a pu se réaliser en Afrique parce que les Hipparions y ont subsisté plus longtemps ?

Parmi les nombreux caractères crâniens et dentaires qui singularisent les Hipparions africains récents (Eisenmann, 1976*b*), ceux qui ont trait aux dents jugales inférieures méritent une mention spéciale. Les jugales inférieures sont plus abondantes que les crânes et les incisives et elles semblent apporter des renseignements au moins aussi précieux que les jugales supérieures. La présence éventuelle de l'ectostylide et son degré de développement sont depuis longtemps, et à juste titre, considérés comme essentiels ; leur valeur diagnostique et ses limites sont cependant encore mal connues. La forme « caballine » de la double-boucle est un autre caractère classique, parfois sous-estimé, dont la définition exacte mérite d'être développée. La brièveté du sillon vestibulaire des molaires constitue une particularité passée inaperçue dont l'incidence pratique n'est pas négligeable. Nous examinerons ces caractères et tenterons de préciser leur intérêt dans l'étude de l'évolution des Hipparions et leur valeur biostratigraphique à l'aide de spécimens déjà publiés et de pièces inédites récemment récoltées au Kenya (Est Turkana) et en Éthiopie (Omo et Afar). Nous disposerons ainsi d'une succession de gisements à *Hipparion* âgés de moins d'1 MA à 12 MA environ (tabl. I) qui, malgré une lacune entre 7 et 9 MA, permet de préciser quelques points de l'évolution des Hipparions en Afrique.

L'étude du matériel kényen et éthiopien nous a été proposée par R. Leakey, Y. Coppens, D. Johanson et M. Taieb. Pour l'Omo, seul le matériel récolté par les missions françaises a été étudié ; il se trouve provisoirement à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, ainsi qu'une partie du matériel récolté dans l'Afar. Les frais des séjours d'étude dans les Musées de Nairobi (où est conservé le matériel de l'Est Turkana) et d'Addis Abeba (où se trouvent la plupart des pièces de l'Afar) ainsi que ceux d'un séjour sur le terrain dans l'Afar ont été couverts par R. Leakey, la RCP 292 du CNRS et la fondation Singer Polignac. E. Heintz a accepté de relire et de critiquer ce travail. Nous le remercions vivement ainsi que toutes les personnes et les institutions qui ont suscité cette étude et ont contribué à sa réalisation.

Tableau I. — Ages des principaux gisements africains à *Hipparion*. Datations radiométriques et estimations d'âges sont suivies des noms d'auteurs chez qui elles ont été trouvées. Les gisements à *H. sitifense* n'ont pas été inclus dans le tableau.

	Gisements	Ages (en MA)	Références bibliographiques
Hipparions caballins	Olduvai, Tanzanie	1,85 — 0,7	Hay, 1971
	Shungura, Éthiopie	? 3,2 — 0,8	Shuey *et al.*, 1974
	Afar, Éthiopie	3	Taieb *et al.*, 1976
	Chemeron, Kenya	4 — 2	Bishop *et al.*, 1971
	Aterir, Kenya	4	Bishop *et al.*, 1971
	Ekora, Kenya	4	Hooijer et Maglio, 1974
	Kanapoi, Kenya	4	Hooijer et Maglio, 1974
	Mursi, Éthiopie	4	Brown et Lajoie, 1971
	Est Turkana, Kenya	4,5 — 1,2	Fitch *et al.*, 1974
	Laetolil, Tanzanie	4 — 2	Cooke et Maglio, 1972
	Langebaanweg, Afrique du Sud	5 — 4	Hendey, 1976
	Lothagam, Kenya	6 — 4	Hooijer et Maglio, 1974
	Lukeino, Kenya	6,5	Pickford, 1975
?	Mpesida, Kenya	7	Bishop *et al.*, 1971
Hipparions hipparioniens	Ngorora, Kenya	12 — 9	Bishop et Pickford 1975
	Oued el Hammam, Algérie	11,5	Van Couvering et Miller, 1971

I. Terminologie de la jugale inférieure d'Hipparion

La terminologie utilisée dans ce travail est explicitée par la figure 1-F qui représente une P_3 ou P_4 d'*Hipparion* en vue occlusale ; elle est valable pour toutes les jugales inférieures quel que soit leur rang dans la série. La même terminologie s'applique aussi aux jugales inférieures d'*Equus* dont la structure ne diffère de celle des Hipparions que par l'absence constante de protostylides isolés (Eisenmann, 1976*a*) et d'ectostylides.

II. Double-boucle

1. Définition

Trois principaux types de doubles-boucles, « caballin », « sténonien » et « hipparionien », ont été définis et décrits en détail par Gromova (1952 : 89 et 90). Dans le type caballin, défini chez *Equus caballus* et non chez tous les *Equus* (Forstén, 1968 : 13 ; Alberdi, 1974 : 37), métaconide et métastylide sont asymétriques : le métaconide est arrondi, le métastylide est grossièrement triangulaire à pointe postérieure. Le sillon lingual qui les sépare est large et parfois anguleux. Il occupe l'espace compris entre le bord postérieur du métaconide et le bord antérieur du métastylide ; ces bords sont rectilignes ou concaves, leurs concavités se faisant face (fig. 1 A). Dans le type sténonien (fig. 1 B) qui est aussi celui des

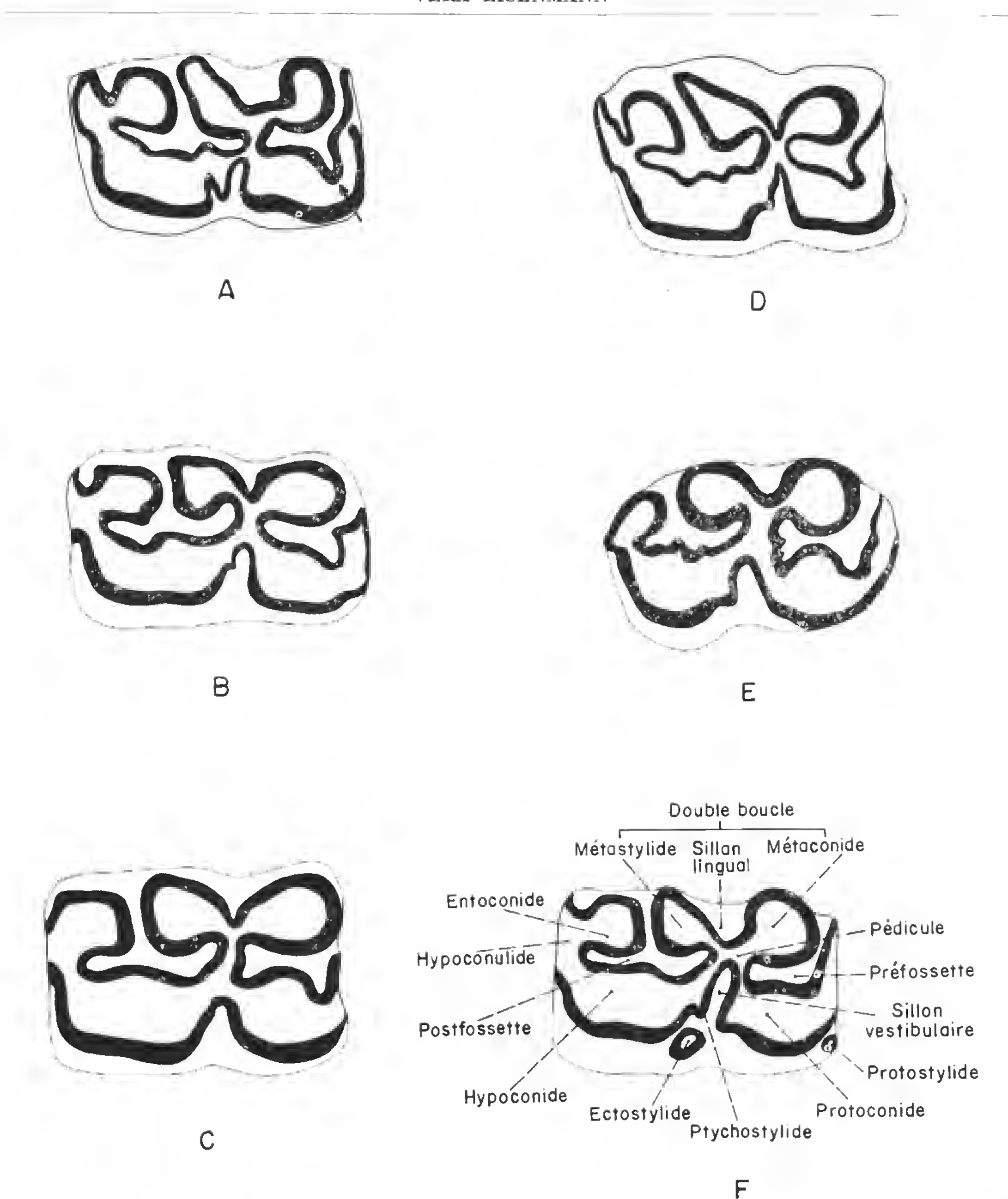


Fig. 1. — Différents types de doubles-boucles illustrés par des P_3 ou P_4 droites d'Équidés néogènes et quaternaires. Toutes les dents sont ramenées aux mêmes dimensions.

A, *Equus caballus* ; la flèche indique la corne antéro-externe de la préfossette. B, *Equus stenonis*. C, *Equus asinus*. D, *Equus burchelli*. E, *Hipparion* sp. F, *Hipparion* cf. *afarense* (Eisenmann, 1976*b*).

Le type « caballin » est représenté en 1 A et 1 F ; le type « sténonien » en 1 B, 1 C et 1 D ; le type « hipparionien » en 1 E.

Anes et des Zèbres, métaconide et métastylide sont arrondis tous deux et la double-boucle est alors symétrique (fig. 1 C), ou bien le métastylide est triangulaire et la double-boucle est asymétrique (fig. 1 D). Dans les deux cas cependant, le sillon lingual est étroit et s'insinue entre les bords du métaconide et du métastylide dont les convexités se font face (fig. 1 B, C et D). Dans le type hipparionien, métaconide et métastylide sont tous deux arrondis, comme chez les Anes, mais le sillon lingual est large et se place entre deux bords régulièrement concaves (fig. 1 E).

2. **Distribution**

Chez les Hipparions africains, le type hipparionien est particulièrement net sur les molaires de la série 1951-9-3 de Oued el Hammam (Arambourg, 1959, fig. 38) et les jugales de Ngorora (Hooijer, 1975, pl. 1). Les Hipparions de ces deux gisements sont parmi les plus anciens d'Afrique. Au contraire les Hipparions les plus récents (comme à Olduvai, Hooijer, 1975, pl. 14, fig. 2) s'en distinguent à la fois par la forme des métaconide et stylide et par celle du sillon lingual. Le métaconide est en général arrondi et le métastylide triangulaire. Le métaconide peut être triangulaire aussi mais il reste plus globuleux et moins pointu que le métastylide : ce dernier n'est jamais arrondi. Le sillon lingual est toujours large, parfois anguleux. Il est situé entre des bords rectilignes ou concaves, dont les concavités se font face (fig. 1 F). Ainsi que l'a noté Gromova (1952 : 90) ces jugales se rapprochent du type caballin. Nous appellerons par la suite « Hipparions caballins » les Hipparions qui ont ce type de jugales.

L'attribution d'une dent isolée au type hipparionien ou au type caballin peut être délicate ; elle est difficile pour les dents peu ou très usées et les M_3, quasiment impossible pour les P_2. L'examen de plusieurs jugales permet néanmoins en général de décider si on a affaire à un Hipparion hipparionien ou caballin. Pour autant qu'on puisse en juger sur une dent peu usée, le type caballin apparaît dès Mpesida ; ce type est en tout cas évident sur les dents de Lukeino et Chemeron (Hooijer, 1975, pl. 4) et celles de Lothagam, Ekora et Kanapoi (Hooijer et Maglio, 1974, pl. 6, fig. 1 et pl. 7, fig. 3 et 5).

3. **Problème de** *H. sitifense*

Les dents inférieures de *H. sitifense* (Pomel, 1897) d'Algérie appartiennent au contraire au type hipparionien. *H. sitifense* est une espèce de très petite taille découverte dans le bassin d'El Eulma (anciennement Saint-Arnaud) sous des « atterrissements rubéfiés » (Arambourg, 1956 : 825). D'autres restes ont été trouvés à Mascara, Saint Donat et Aïn el Hadj Baba (Arambourg, 1956). D'après Jaeger (1975 : 117), la faune du gisement Amama 3, située tout à fait à la base des formations rouges du bassin d'El Eulma, est un peu plus récente que celle du lac Ichkeul qui daterait de 3,5 MA environ. En Afrique orientale des restes d'Hipparions de petite taille ont été rapportés par Hooijer et Maglio (1974) et par Hooijer (1975) à *Hipparion* cf. ou ? aff. *sitifense*. Une détermination plus précise n'est pas possible. En effet, une des jugales (provenant de Lothagam) présente un type hipparionien alors que d'autres (de Kanapoi et Chemeron) sont plutôt caballines (Hooijer et Maglio, 1974, pl. 8, fig. 2 et 3 ; Hooijer, 1975, pl. 5, fig. 4). En outre les jugales supérieures et les éléments post-crâniens (Hooijer et Maglio, 1974 : 20 et suivantes ; Hooijer, 1975 : 22 et suivantes) sont plus grands que ceux de l'espèce d'Algérie.

Un matériel plus abondant, à la fois d'Afrique du Nord et d'Afrique orientale, sera nécessaire pour préciser les affinités de ces petits Hipparions que nous laisserons en dehors des discussions ultérieures.

4. **Évolution**

Mis à part *H. sitifense*, on peut dire que tous les Hipparions africains postérieurs à Lukeino sont caballins. Il est possible que ces Hipparions aient évolué à partir des formes hipparioniennes de Oued el Hammam et Ngorora ; c'est en adoptant cette hypothèse que Hooijer attribue à *H. primigenium* — espèce vallésienne hipparionienne — certaines jugales caballines de Lothagam, Kanapoi et Chemeron. Cette solution ne paraît cependant ni bien fondée ni avantageuse : les différences entre les doubles-boucles hipparioniennes et caballines dépassent les variations intraspécifiques observables chez les Équidés actuels ; la preuve d'une relation phylétique entre Hipparions africains hipparioniens et caballins n'est pas faite et l'hypothèse d'une immigration des Hipparions caballins en Afrique (Forstén, 1968 : 13) ne peut être écartée ; donner le même nom spécifique à un Hipparion hipparionien et à un Hipparion caballin tend à effacer les renseignements biostratigraphiques qu'apportent les formes de leurs doubles-boucles.

III. Sillon vestibulaire

Chez les Équidés les plus anciens le sillon vestibulaire est profond sur toutes les jugales inférieures ; au cours de l'évolution, ce sillon se raccourcit. Chez certaines espèces actuelles, comme *E. grevyi* (Skinner, 1972 : 120), *E. burchelli* et *E. zebra*, le sillon est court sur les prémolaires mais profond sur les molaires où il pénètre dans le pédicule de la double-boucle et entre souvent en contact avec le sillon lingual (pl. I, 1). Dans d'autres espèces actuelles, en particulier chez les Anes (Stehlin et Graziosi, 1935 : 16) il n'y a de pénétration ni sur les prémolaires ni sur les molaires (pl. I, 2). Le sillon vestibulaire peut être plus ou moins profond ; c'est ainsi que Gromova (1952 : 36 et 37) distingue cinq types de jugales suivant la longueur et la pénétration du sillon vestibulaire. En simplifiant, on peut ramener ces cinq types à trois : sillon court, sillon long, cas intermédiaires. Chez la plupart des Hipparions, le sillon est court sur les prémolaires, long sur les molaires ; certaines molaires peu usées et certaines M_3 peuvent faire exception mais ces exceptions sont rares (Gromova, 1952 : 36, 72, 91).

Un sillon vestibulaire court a été observé chez 18 M_3 sur 24 de l'Afar (pl. I, 4), 8 sur 10 de l'Est Turkana et 7 sur 11 de l'Omo. Hooijer et Maglio (1974, pl. 7, fig. 1) figurent une M_3 à sillon court de Lothagam ; Hooijer (1975, pl. 14) figure des M_3 du même type sur une série de l'Omo et une d'Olduvai. Ainsi, le sillon court, exceptionnel sur les M_3 des Hipparions hipparioniens, devient habituel sur les M_3 des Hipparions caballins d'Afrique.

De plus, sur ces formes caballines, le raccourcissement du sillon vestibulaire s'observe même sur les M_2 (pl. I, 3, 4, 5) et parfois même sur les M_1 sur les séries très peu usées. Sur 16 séries complètes (ou suffisamment complètes pour que l'ordre des dents soit déterminable) de l'Afar, il n'y a que cinq M_2 à sillon long ; sur une série où la M_3 n'est pas sortie (AL 127-9), le sillon est court même sur la M_1. La plupart des M_2 des séries de l'Omo et de

l'Est Turkana, surtout peu usées, ont aussi des sillons vestibulaires courts. HOOIJER décrit et figure une M_2 de ce type sur la série de l'Omo précédemment citée ; HOOIJER et MAGLIO en figurent une appartenant à une série de Kanapoi (1974, pl. 6, fig. 1).

L'incidence de cette particularité est très importante sur le plan pratique : l'équation « sillon vestibulaire court = prémolaire » est à peine plus valable pour les Hipparions caballins d'Afrique que pour les Anes actuels. A elle seule, la longueur du sillon vestibulaire n'est pas suffisante pour trier prémolaires et molaires isolées. D'autres caractères doivent être utilisés conjointement : largeur relative de la jugale qui est moindre sur les molaires et développement de l'hypoconulide. Du fait de l'ordre d'éruption des dents, seules les molaires ne sont pas comprimées par une dent plus postérieure au moment de leur éruption ; l'hypoconulide des M_1 et M_2 est alors très allongé vers l'arrière (pl. I, 3), un peu comme sur une M_3. Sur les molaires déjà usées, l'hypoconulide reste en général plus long et moins large que sur les prémolaires.

Sur le plan de l'interprétation, GROMOVA (1952 : 92) a considéré le raccourcissement du sillon vestibulaire comme un mécanisme de renforcement de l'édifice dentaire : le pédicule de la double-boucle rempli de dentine est plus solide que le sillon vestibulaire rempli de cément. Que l'on accepte ou non cette interprétation, le fait est que les Équidés ont acquis au cours du temps des sillons vestibulaires plus courts et qu'à l'intérieur de deux genres différents, *Equus* et *Hipparion*, certaines espèces ont réalisé ce raccourcissement non seulement sur les prémolaires mais aussi sur tout ou partie des molaires. Chez les Équidés, un sillon vestibulaire court apparaît ainsi comme un caractère évolué. Ce que nous savons des molaires d'Hipparions le confirme : chez les formes anciennes on ne rencontre pas de sillon court sur les M_1 et M_2, rarement sur les M_3 ; chez les formes récentes d'Afrique, le sillon est souvent court sur les M_3, parfois aussi sur les M_1 et M_2. Le même raccourcissement s'observe probablement aussi sur les espèces eurasiatiques les plus récentes mais cette hypothèse devra être vérifiée.

IV. ABSENCE OU PRÉSENCE DE L'ECTOSTYLIDE

L'ectostylide (fig. 1 F) est une colonnette d'émail apposée sur la face vestibulaire de la jugale, en général au niveau de la partie antérieure de l'hypoconide, parfois un peu plus en avant. Sur la face occlusale, l'ectostylide se présente sous la forme d'un anneau, isolé du reste de l'émail sauf à des stades d'usure très avancée où il peut confluer avec l'hypoconide.

L'absence de l'ectostylide pose à la fois des problèmes de détermination et d'interprétation. Comme le remarque justement HOOIJER (1975 : 14 et 15), la hauteur maximale de l'ectostylide est en général inférieure à celle de la jugale. L'ectostylide reste donc invisible sur la face occlusale tant qu'il n'est pas atteint par l'usure. Sur la face vestibulaire il peut aussi être invisible s'il est recouvert d'une couche de cément suffisamment épaisse. Même quand son absence est bien établie (sur des dents très usées, ou par une section de la couronne, ou par une dissection du cément), la valeur qu'on doit attacher à cette absence est incertaine. En effet, on sait que sur les formes européennes la fréquence de l'ectostylide est variable, rarement égale à 100 % (FORSTÉN, 1968, tabl. 3) ; chez un même individu,

l'ectostylide peut n'être présent que sur une seule dent parmi toutes les jugales inférieures (Sondaar, 1962 : 250).

En Afrique il existe une opposition apparente entre les formes vallésiennes à double-boucle hipparionienne (Ngorora et Oued el Hammam) et les Hipparions caballins plus récents. A Ngorora il n'y a pas d'ectostylide sur les jugales définitives (Hooijer, 1975, pl. 1) ; un petit ectostylide est présent sur une lactéale (Hooijer, 1975, pl. 3, fig. 2). A Oued el Hammam, d'où proviennent 25 jugales inférieures définitives, l'ectostylide est invisible même sur les dents usées et celles où le cément est à peu près absent. En revanche, la grande majorité des Hipparions caballins présente des ectostylides. Les auteurs ont fini par considérer cette présence comme constante et caractéristique. Ainsi Arambourg (1947 : 306 et 1970 : 94) nie l'appartenance au genre *Hipparion* et attribue à *Equus* celles des dents de Laetolil qui sont dépourvues d'ectostylides (Dietrich, 1942) et les dents de Langebaanweg où l'ectostylide semble également absent (Boné et Singer, 1965). Comme nous l'avons déjà indiqué ailleurs (Eisenmann et Brunet, 1973) les critères définis par Gromova (1952) permettent d'affirmer qu'il s'agit bien d'Hipparions. La forme des doubles-boucles indique qu'il ne peut s'agir ni d'un Zèbre, ni d'un Ane, ni d'un Cheval de Sténon ; *E. caballus* dont la double-boucle est caballine par définition, est absent de la faune africaine. Par ailleurs les préfossettes de ces Hipparions sont typiques : leur grand axe coïncide avec l'axe longitudinal de la jugale, alors qu'il est oblique en avant et en dehors chez *Equus* ; contrairement à *Equus* la corne antéro-externe (flèche sur la fig. 1 A) de la préfossette n'est pas plus développée que la postéro-externe.

Si l'appartenance de ces jugales au genre *Hipparion* ne fait pas de doute, l'absence de l'ectostylide sur toutes les dents n'est peut-être pas parfaitement établie. L'échantillon de Langebaanweg comprend 20 jugales inférieures, en général peu usées, recouvertes d'un épais cément ; les légendes des planches de Dietrich (1942) indiquent que les séries sans ectostylides sont peu usées (pl. XIII, fig. 89 et 90), celles avec ectostylides, usées (pl. XIII, fig. 91 et 92). Or on a vu précédemment que l'ectostylide peut être enfoui dans le cément et ne pas apparaître sur la surface occlusale de dents peu usées.

Hooijer et Maglio, pleinement conscients de ces difficultés sur lesquelles ils ont attiré l'attention, ont pu cependant établir l'existence de jugales sans ectostylides chez des Hipparions caballins. Ces auteurs ont décrit quelques dents de Mpesida, Lukeino, Lothagam, Ekora et Mursi et les ont attribuées à *H. turkanense*, espèce qu'ils ont créée en 1973 sur un crâne de Lothagam. Toutefois le faible nombre de ces dents (2 au maximum par gisement, 7 au total) et l'existence à Lothagam d'une autre dent avec un ectostylide posent la question suivante : doit-on rapporter ces dents à une espèce où l'ectostylide serait toujours absent — solution adoptée par Hooijer et Maglio (1974 : 8) — ou les considérer comme des variations à l'intérieur d'une espèce où l'ectostylide est inconstant ? Le problème n'aura de chances d'être résolu que par l'étude d'un nouveau matériel suffisamment riche pour montrer les éventuelles variations intra-spécifiques. Un premier pas dans ce sens est réalisé par l'étude des jugales inférieures de l'Afar.

L'examen des dents inférieures de l'Afar a permis de les classer en deux catégories : celle où l'ectostylide est visible sur la face occlusale ou sur la face vestibulaire et celle où il est apparemment absent (son absence réelle ne pourra être établie qu'après section de ces dents ou dissection de leur cément). Les résultats sont donnés par le tableau II.

Tableau II. — Fréquence de l'ectostylide sur les jugales inférieures de l'Afar. (n = nombre de dents.)

	P_2 n	P_2 %	P_3 P_4 n	P_3 P_4 %	M_1 M_2 n	M_1 M_2 %	M_3 n	M_3 %	Total n	Total %
Ectostylide visible	17	68	62	94	54	88,5	23	82	156	87
Ectostylide invisible	8	32	4	6	7	11,5	5	18	24	13
Total	25		66		61		28		180	

On remarque que l'absence apparente de l'ectostylide n'a pas la même fréquence sur toutes les dents ; elle est particulièrement élevée sur les P_2. Il faut noter aussi que la majorité des dents sans ectostylides sont relativement peu usées ; seules une prémolaire (AL 186-7) et une molaire (AL 357-5) font exception avec des hauteurs de 36 et 45 mm respectivement. Enfin, lorsqu'il s'agit de séries de deux ou plusieurs dents (17 cas), les autres dents de la même série présentent en général un ectostylide (12 cas) ; les 5 cas restants correspondent à deux séries de molaires très peu usées (AL 215-4 et 294-2 et 3). Le matériel de l'Afar n'apporte donc pas d'élément décisif dans la discussion mais permet d'envisager une certaine inconstance de l'ectostylide. D'autre part, si les sous-espèces *serengetense* et *baardi* (Boné et Singer, 1965) et l'espèce *turkanense* (Hooijer et Maglio, 1973) sont réellement toujours dépourvues d'ectostylides, elles sont différentes de celles de l'Afar. Il faut admettre qu'elles ont acquis un ectostylide par la suite ou qu'elles ont été remplacées par des formes où l'ectostylide est généralement présent dans la période de temps qui sépare — 5 MA et — 3 MA environ.

V. Dimensions de l'ectostylide

Les longueurs occlusales des ectostylides sont plus fortes chez les Hipparions caballins récents que chez les Hipparions caballins plus anciens (Hooijer, 1975 : 53). Malheureusement la longueur occlusale de l'ectostylide d'une même dent augmente en général entre le sommet et la base (Hooijer, 1975 : 14, 15, 18, 43) ; en toute rigueur seules les mesures prises à la même distance des racines peuvent être comparées. Cette restriction mène à une impasse. En effet, le cément qui recouvre l'ectostylide le rend souvent inaccessible aux mesures ailleurs que sur la surface occlusale. Il faudrait donc restreindre la comparaison aux seules dents arrivées aux mêmes stades d'usure et par là même restreindre grandement le nombre de spécimens étudiables, ou bien scier à la même hauteur toutes les jugales qu'on désire comparer. Il est évident que cette dernière solution n'est pas envisageable pour des raisons pratiques. Nous avons donc décidé de mesurer la longueur (antéro-postérieure) occlusale des ectostylides et de la rapporter à la longueur occlusale des jugales inférieures malgré les inconvénients entraînés par l'utilisation de dents différemment usées.

Les diagrammes de dispersion correspondants ont été faits pour les jugales de l'Est Turkana (fig. 2), de l'Afar (fig. 3) et de l'Omo (fig. 4). P_2 et M_3 ont été exclues de l'étude parce que la variabilité de l'ectostylide y est particulièrement élevée.

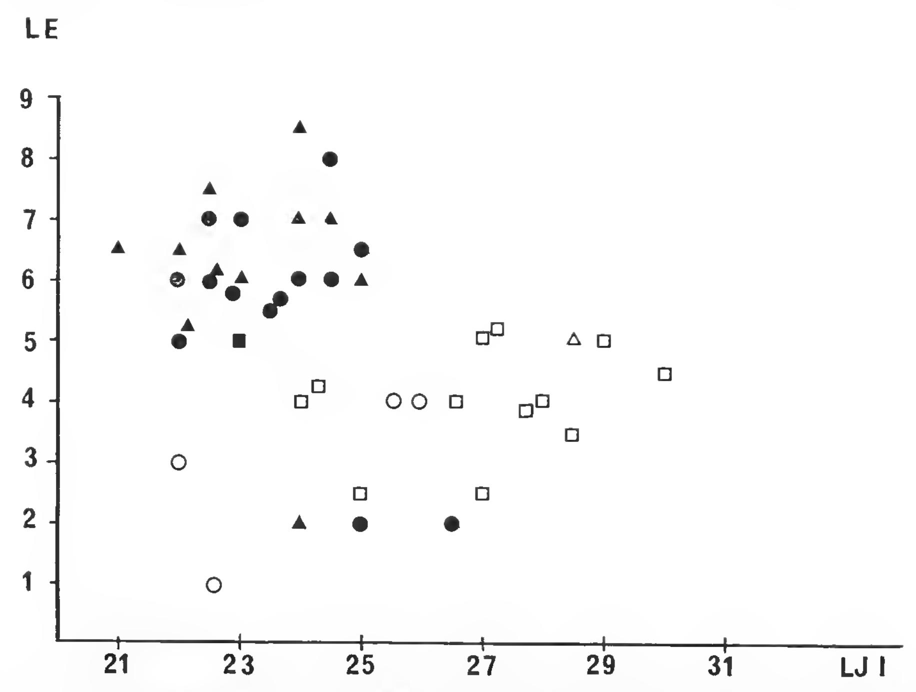


FIG. 2. — Diagramme de dispersion des $P_3P_4M_1$ et M_2 d'Hipparion de l'Est Turkana (Kenya). LE = longueur occlusale (en mm) de l'ectostylide ; LJI = longueur occlusale (en mm) de la jugale. Niveaux stratigraphiques d'où proviennent les dents : cercles vides = unité sub Hasuma, triangles vides = unité sub Suregei, carrés vides = unité circum Tulu Bor ; cercles pleins = unité sub KBS, triangles pleins = unité sub KF, carré plein = formation de Guomde.

1. Est Turkana

La figure 2 montre clairement la présence de deux lots distincts : grandes dents à petits ectostylides et petites dents à grands ectostylides. Les jugales à petits ectostylides sont les plus anciennes (unités sub Hasuma et sub Suregei de la formation de Kubi Algi ; unité circum Tulu Bor de la formation de Koobi Fora) ; celles à grands ectostylides sont les plus récentes (unités sub KBS et sub KF de la formation de Koobi Fora et formation de Guomde). Seules trois jugales (KNM ER 1244, 2751 et 2752) provenant des niveaux récents se placent dans le lot des grandes dents à petits ectostylides. La très faible usure de ces trois jugales est cause de leur grandes longueurs occlusales et du petit diamètre antéro-postérieur de leurs ectostylides. Par ailleurs le diagramme ne montre pas de différences qui traduiraient une évolution de la taille des ectostylides ou des jugales à l'intérieur de chaque lot. Il est possible que l'utilisation de jugales à différents stades d'usure introduise une variation assez grande pour masquer une éventuelle évolution.

Malgré le petit nombre de spécimens (17 dents provenant du niveau inférieur, 26 du niveau supérieur), la séparation des jugales en deux lots est trop nette pour n'être qu'un simple effet du hasard. L'absence de recouvrement des nuages de points suggère l'existence de deux taxons différents dont on sait qu'ils proviennent de niveaux chronologiquement

distincts. Dans l'hypothèse d'une augmentation progressive de la longueur relative de l'ectostylide à l'intérieur d'une lignée, la discontinuité qu'on observe dans l'Est Turkana s'expliquerait par une lacune dans les sédiments. Il est très intéressant de noter que cette interprétation est en accord avec les données actuelles sur les âges et les faunes de ces gisements. Les datations radiométriques ont donné des âges de 3,9 MA pour le « Hasuma tuff » et de 3,2 MA pour le « Tulu Bor tuff » (Fitch *et al.*, 1974). De récentes études du « KBS tuff » ont montré l'existence de deux éléments datés de 1,8 et 1,6 MA (Curtis *et al.*, 1975). Il y aurait donc près de 1,5 MA entre les Tulu Bor et KBS tuffs. Ces indications confirment celles apportées par l'étude des faunes. D'après Harris (*comm. pers.*) les faunes des unités sub Hasuma et sub Suregei sont proches. Celles qui proviennent d'au-dessous et au-dessus du Tulu Bor tuff ne diffèrent pas (d'où la création d'une unité « circum Tulu Bor ») et sont beaucoup plus anciennes que celles de l'unité sub KBS. La séparation obtenue sur le diagramme correspondrait ainsi à un hiatus chronologique entre deux dépôts fossilifères : le lot le plus ancien proviendrait de dépôts âgés d'environ 3 à plus de 4 MA, le lot récent de dépôts âgés de moins de 1 à environ 2 MA.

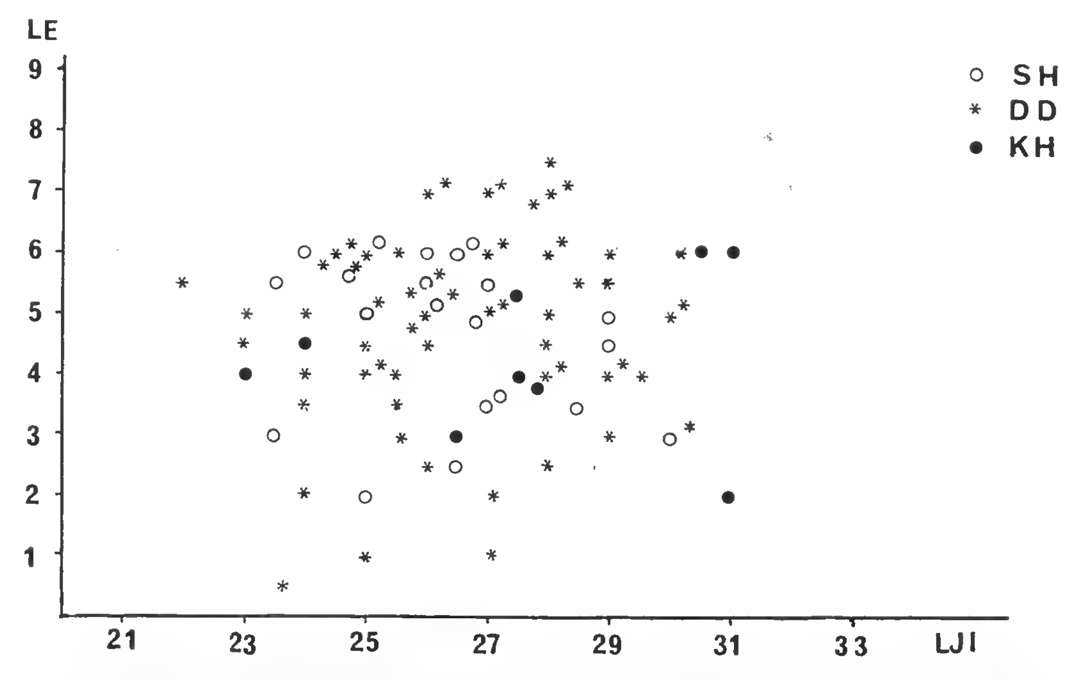


Fig. 3. — Même diagramme que précédemment mais sur le matériel de l'Afar (Éthiopie). Niveaux stratigraphiques d'où proviennent les dents : cercles vides = membre du Sidi Hakoma, astérisques = membre du Denen Dora, cercles pleins = membre du Kada Hadar.

2. Afar

La figure 3 montre une forte dispersion des points, sans évolution de la longueur des ectostylides ou des jugales entre le niveau le plus bas (membre du Sidi Hakoma), le niveau

moyen (membre du Denen Dora) et le niveau le plus haut (membre du Kada Hadar) de la formation d'Hadar. La plupart des dents à très petits ectostylides, représentées dans la partie la plus basse du graphique, sont des dents peu usées.

La comparaison avec le diagramme précédent montre que le nuage des dents de l'Afar recouvre entièrement le lot le plus ancien de l'Est Turkana, une très faible partie du lot le plus récent et la totalité du hiatus qui les sépare.

Les bassins de l'Afar et du lac Turkana n'étant pas très éloignés l'un de l'autre, il est probable que les Hipparions y ont connu une évolution à peu près semblable. En utilisant comme références les âges des formations de l'Est Turkana et les renseignements apportés par la figure 2, on peut déduire que le matériel de l'Afar correspond à la forme intermédiaire entre le taxon ancien et le taxon récent de l'Est Turkana, forme intermédiaire absente dans l'Est Turkana du fait de la lacune qui sépare les unités circum Tulu Bor et sub KBS ; l'âge de la formation d'Hadar doit donc être compris entre — 4 et — 2 MA. Cette estimation est confirmée par les datations au K-Ar qui ont donné des âges de 3 MA environ pour un basalte situé dans la partie supérieure du membre du Sidi Hakoma (Taieb *et al.*, 1976).

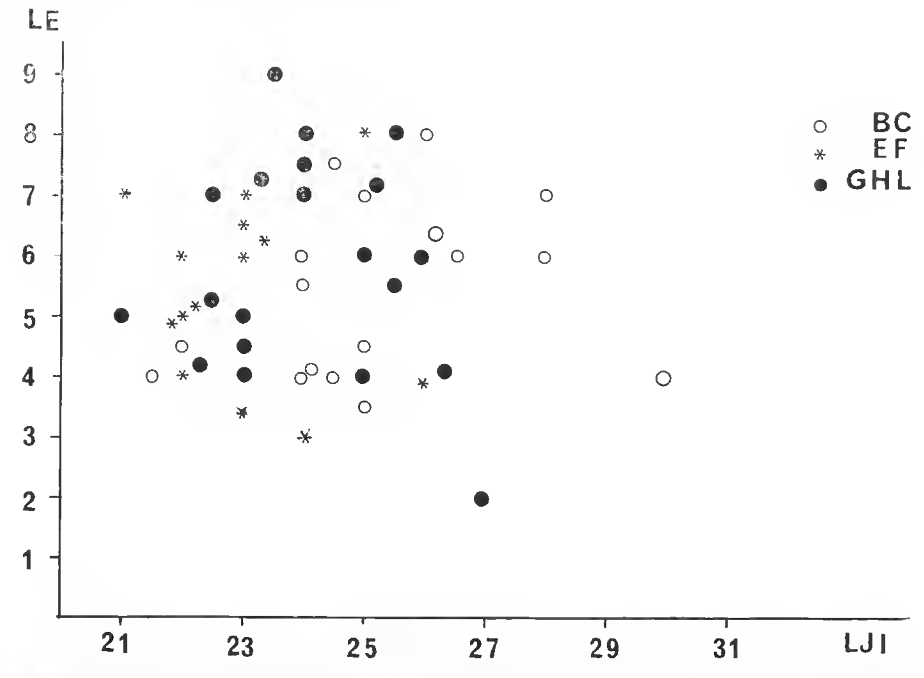


Fig. 4. — Même diagramme que précédemment mais sur le matériel récolté par les missions françaises dans l'Omo. Niveaux stratigraphiques d'où proviennent les dents : cercles vides = membres B et C, astérisques = membres E et F, cercles pleins = membres G, H et L.

3. Omo

Les dents ont été réparties en trois groupes suivant leur provenance : membres B et C, membres E et F, membres G, H et L de la formation de Shungura. Il n'y a pas de jugales

inférieures dans les autres membres. La figure 4 montre une légère différence entre le groupe le plus ancien et les groupes plus récents : les petites dents à grands ectostylides sont plus souvent récentes, les grandes dents à ectostylides relativement petits sont généralement anciennes. Mais il n'y a pas de coupures entre les groupes et les exceptions existent. Les deux points en dehors du nuage représentent des dents très peu usées.

La comparaison avec la figure 3 montre un recoupement partiel entre les dents de l'Afar et le groupe « ancien » de l'Omo ; la plupart des jugales de l'Omo sont plus petites et ont des ectostylides plus grands. La comparaison avec la figure 2 montre un faible chevauchement entre le groupe ancien de l'Est Turkana et les dents de l'Omo : la plupart des jugales de l'Omo se placent dans le groupe récent de l'Est Turkana ou entre les deux groupes.

Compte tenu des développements qui précèdent, on peut attribuer aux jugales des membres B à L de l'Omo un âge compris entre — 3 et — 1 MA. Les récents travaux de Shuey *et al.* (1974) sur la formation de Shungura aboutissent à des résultats du même ordre.

4. Comparaisons

La comparaison des trois diagrammes montre ainsi la présence de grandes dents à petits ectostylides dans les niveaux plus anciens et de petites dents à grands ectostylides dans les niveaux plus récents. Dans l'Est Turkana, la netteté de la séparation des dents en deux lots, qui correspondent peut-être à deux espèces différentes, serait le résultat d'un hiatus chronologique entre deux niveaux. Au contraire dans l'Afar et dans l'Omo, les points restent groupés et ne laissent apparaître aucune coupure indicatrice de deux ou plusieurs espèces. Ce fait est décevant dans la mesure où l'existence de trois espèces dans l'Omo est fortement suggérée par la taille des éléments post-crâniens (travail en cours) et où la présence de deux espèces dans l'Afar paraît possible d'après le développement des incisives et la morphologie crânienne (Eisenmann, 1976*b*). Dans l'état actuel de nos connaissances les différences de taille relative de l'ectostylide reflètent plus un phénomène évolutif général que les particularités spécifiques à un moment donné.

Quoi qu'il en soit, « l'indice ectostylidique » (rapport de la longueur occlusale de l'ectostylide à la longueur occlusale de la dent) permet de comparer des échantillons de dents inférieures d'Hipparions. Cet indice a été calculé pour les quatre « populations » d'Hipparions étudiées sur les diagrammes 1 à 3 : Est Turkana inférieur, Est Turkana supérieur, Afar et Omo (tabl. III). Ces populations ont été ensuite comparées entre elles à l'aide du test t de Student (tabl. IV), en choisissant un seuil de signification de 1 % au lieu des 5 % habituels pour tenter de pallier la non-homogénéité des échantillons. On voit que les indices ectostylidiques moyens augmentent régulièrement au cours du temps (d'après les datations radiométriques). Par ailleurs, toutes les différences sont significatives sauf les différences entre Est Turkana inférieur et Afar et entre Est Turkana supérieur et Omo.

Malgré le manque de rigueur de cette méthode qui utilise des dents à différents degrés d'usure et compare des échantillons non homogènes, certaines constatations s'imposent :

— L'augmentation au cours du temps de la longueur occlusale de l'ectostylide chez les Hipparions caballins plio-pléistocènes d'Afrique, déjà notée par Hooijer, est confir-

TABLEAU III. — Indices ectostylidiques des Hipparions de l'Est Turkana (niveaux inférieur et supérieur), de l'Omo et de l'Afar.

N = nombre de spécimens. Min. = indice minimum ; les indices minimums des dents très peu usées sont entre parenthèses. Max. = indice maximum. $\bar{x}$ = indice moyen. σ = écart-type. v = coefficient de variation $\frac{(100\ \sigma)}{\bar{x}}$. Age = estimation approximative en MA d'après les datations radiométriques.

	Est Turkana inférieur	Est Turkana supérieur	Omo B à L	Afar
N	17	26	50	92
Min	4,4	21,7 (7,5)	14 (7,4)	8,3 (2,1)
Max.	18,5	35,4	38,3	26,9
$\bar{x}$	14,4	25	23,2	17,7
σ	3,67	7,22	6,65	5,73
V	25,5	28,3	28,7	32,4
Age	> 4 à 3	2 à < 1	3 à 1	~ 3

TABLEAU IV. — Comparaison des quatre échantillons d'Hipparions à l'aide du test t de Student. Le seuil de signification considéré comme discriminant est de 1 % ; (2n — 2) = degrés de liberté.

Échantillons comparés	(2n-2)	t	Différence
Est Turkana inf. et sup.	41	5,62	significative
Est Turkana inf. et Omo	65	5,16	significative
Est Turkana inf. et Afar	107	2,28	non significative
Est Turkana sup. et Omo	74	1,13	non significative
Est Turkana sup. et Afar	116	5,38	significative
Omo et Afar	140	5,07	significative

mée sur les P_3 P_4 M_1 et M_2 de l'Est Turkana, de l'Afar et de l'Omo. Grâce à un matériel relativement abondant, ce phénomène a pu être mis en évidence sur des diagrammes et évalué quantitativement.

— Le diagramme des jugales de l'Est Turkana montre une lacune qui peut s'interpréter comme le reflet d'un hiatus chronologique entre les niveaux supérieur et inférieur ; l'existence d'un tel hiatus est en accord avec les données actuelles sur les faunes et les âges des formations de l'Est Turkana. La juxtaposition des données radiométriques et des indices ectostylidiques moyens des deux niveaux donne une idée de la vitesse d'accroissement de l'indice ectostylidique.

— Les jugales inférieures de l'Afar et de l'Omo comblent la lacune observée sur le diagramme de l'Est Turkana et justifient ainsi l'interprétation de la discontinuité apparente de l'évolution de l'ectostylide dans ce bassin. La vitesse évolutive de l'ectostylide estimée grâce au matériel de l'Est Turkana permet d'évaluer l'âge des formations d'Hadar et de Shungura une fois qu'on a calculé les indices ectostylidiques moyens des jugales de

ces formations. Ces évaluations se trouvent en accord avec les estimations fournies par d'autres méthodes (radio et magnétochronologie).

— Le matériel actuel ne permet pas d'arriver à un découpage stratigraphique fin à l'intérieur d'une formation donnée.

— La variation des indices ectostylidiques rend sujettes à caution toutes tentatives d'estimation de l'âge d'un gisement à partir d'une dent isolée ou d'un petit nombre de dents.

Conclusions

Les jugales inférieures des Hipparions africains évolués se distinguent de celles des Hipparions classiques par la forme caballine de leur double-boucle, le raccourcissement du sillon vestibulaire de certaines molaires et par la présence d'un ectostylide plus ou moins développé.

La forme de la double-boucle des Hipparions africains subit une modification entre — 9 et 6,5 MA, modification dont on ne peut pas dire si elle résulte d'une évolution sur place ou d'une immigration. De façon générale, doubles-boucles caballines et ectostylides opposent les formes récentes (moins de 6 MA) aux formes plus anciennes (plus de 9 MA) ; ces différences sont suffisantes pour justifier une distinction spécifique.

Le raccourcissement du sillon vestibulaire de certaines molaires a une conséquence importante au niveau du tri des prémolaires et molaires isolées des Hipparions caballins d'Afrique. Ce tri — indispensable quand on veut comparer la taille des jugales de deux espèces différentes — ne doit plus reposer sur la longueur du sillon vestibulaire mais faire appel à d'autres critères.

L'appréciation de la présence et de la fréquence de l'ectostylide est malaisée. L'existence de jugales inférieures caballines sans ectostylide apparent est certaine mais les problèmes posés par l'interprétation de cette absence et de sa valeur taxinomique ne sont pas résolus. L'absence apparente de l'ectostylide plus fréquente sur les P_2 doit inciter à une prudence accrue lors de l'attribution de ces dents, surtout lorsqu'elles sont isolées.

L'évaluation de la taille de l'ectostylide est difficile, elle aussi. Néanmoins, l'étude des jugales inférieures des bassins de l'Est Turkana, de l'Afar et de l'Omo montre une augmentation de l'indice ectostylidique moyen qui passe de 14 % à 25 % entre environ — 4 et — 1 MA. L'examen des P_3 P_4 M_1 et M_2 permet d'évaluer de façon globalement correcte l'âge d'un bassin mais ne donne pas actuellement d'indications stratigraphiques plus fines.

Depuis la rédaction de ce travail nous avons pris connaissance d'un article récent de R. Chabbar Ameur, J. J. Jaeger et J. Michaux, 1976 (Radiometric age of early *Hipparion* fauna in North-west Africa. *Nature*, **261** : 38-39) qui permet de situer l'âge du gisement de Oued el Hammam entre — 12 et — 9,7 MA. Il signale en outre la présence d'*H. sitifense* dès le Miocène supérieur d'Amama 2 (environ — 8 MA). Cette espèce serait donc plus ancienne qu'on ne le supposait, ce qui s'accorde bien avec la forme hipparionienne de ses jugales inférieures.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALBERDI ALONSO, M. T., 1974. — El genero Hipparion en Espana. Nuevas formas de Castilla y Andalucia, revision e historia evolutiva. Trabajos sobre Neogeno — Cuaternario. Seccion de Paleontologia de Vertebrados y humana, Instituto Lucas Mallada, C.S.I.C. Madrid. 146 p.

ARAMBOURG, C., 1947. — Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du Lac Rodolphe et de la Basse Vallée de l'Omo. Deuxième partie : Paléontologie. *Mission scient. Omo*, **1** (3) : 231-562.

— 1956. — Sur des restes d'*Hipparion sitifense* Pomel, des calcaires lacustres de Mascara (Oran). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 6e sér., **6** (7-9) : 817-827.

— 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Mém. Serv. Carte géol. Algérie*, N. S., Paléont., **4** : 1-161.

— 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat.*, VIIe sér., X : 1-128.

BISHOP, W. W., G. R. CHAPMAN, A. HILL, et J. A. MILLER, 1971. — Succession of cainozoic vertebrate assemblages from the northern Kenya Rift Valley. *Nature*, **233** (5319) : 389-394.

BISHOP, W. W., et M. H. L. PICKFORD, 1975. — Geology, fauna and palaeoenvironments of the Ngorora Formation, Kenya Rift Valley. *Nature*, **254** (5497) : 185-192.

BONE, E. L., et R. SINGER, 1965. — Hipparion from Langebaanweg, Cape Province, and a revision of the genus in Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **48** (16) : 273-397.

BROWN, F. H., et K. R. LAJOIE, 1971. — Radiometric age determinations on Pliocene-Pleistocene Formations in the lower Omo basin, Ethiopia. *Nature*, **229** (5285) : 483-485.

COOKE, H. B. S., et V. J. MAGLIO, 1972. — Plio-pleistocene stratigraphy in East Africa in relation to proboscidean and suid evolution. *In* : Calibration of Hominoid Evolution, W. W. Bishop et J. A. Miller Edit., New York : 303-329.

COUVERING, J. A. VAN, et J. A. MILLER, 1971. — Late Miocene marine and non-marine time scale in Europe. *Nature*, **230** : 559-563.

CURTIS, G. M., Drake, T. GERLING et HAMPEL, 1975. — Age of KBS tuff in Koobi Fora Formation, East Rudolf, Kenya. *Nature*, **258** (5534) : 395-398.

DIETRICH, W. O., 1942. — Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrica. *Palaeontographica*, Abt. A, **94** : 43-133.

EISENMANN, V., et J. BRUNET, 1973. — Présence simultanée de Cheval et d'Hipparion dans le Villafranchien moyen de France à Roccaneyra (Puy-de-Dôme) ; étude critique de cas semblables (Europe et Proche-Orient). Intern. Coll. on the Problem : « The Boundary between Neogene and Quaternary », IV : 104-122. Moscou.

EISENMANN, V., 1975. — Nouvelles interprétations des restes d'Équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pléistocène inférieur de la Chine du Nord) : *Equus teilhardi* nov. sp. *Géobios*, **8** (2) : 125-134.

— 1976*a*. — Le protostylide : valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia). *Säugetierkunde*, **41** (6) : 349-365.

— 1976*b*. — Nouveaux crânes d'Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) plio-pléistocènes d'Afrique orientale (Éthiopie et Kenya) : *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *ethiopicum* et *Hipparion afarense* nov. sp. *Géobios*, **9** (5) : 577-605.

FITCH, F. J., J. C. FINDLATER, R. T. WATKINS et J. A. MILLER, 1974. — Dating of the rock succession containing fossil hominids at East Rudolf, Kenya. *Nature*, **251** (4572) : 213-215.

FORSTEN, A. M., 1968. — Revision of the Palearctic Hipparion. *Acta zool. fenn.*, Helsinki, **119** : 134 p.

Gromova, V., 1952. — (Les Hipparions (genre *Hipparion*)). *Trudy paleont. Inst.*, **36** : 475 p.

Hay, R. L., 1971. — Geologic background of Beds I and II : stratigraphic summary, *in* : M. D. Leakey, « Olduvai Gorge », **3**, Cambridge Univ. Press. : 9-18.

Hendey, Q. B., 1976. — The pliocene fossil occurrences in « E » Quarry, Langebaanweg, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, Cape Town, **69** : 215-247.

Hooijer, D. A., et V. J. Maglio, 1973. — The earliest Hipparion south of the Sahara, in the late Miocene of Kenya. *Koninkl. Nederl. Akad. v. Wet. Proc.*, ser. B, **76** : 311-315.

Hooijer, D. A., et V. J. Maglio, 1974. — Hipparions form the late Miocene and Pliocene of Northwestern Kenya. *Zool. Verh., Leiden*, **134** : 34 p.

Hooijer, D. A., 1975. — Miocene to Pleistocene Hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zool. Verh.. Leiden*, **142** : 80 p.

Jaeger, J. J., 1975. — Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques. Thèse, 124 p.

Pickford, M., 1975. — Late Miocene sediments and fossils from the Northern Kenya Rift Valley. *Nature*, **256** (5515) : 279-284.

Pomel, A., 1897. — Les Équidés. Carte Géol. Algérie ; Monogr. Paléont., 44 p.

Shuey, R. T., F. H. Brown et M. K. Croes, 1974. — Magnetostratigraphy of the Shungura Formation, southwestern Ethiopia : fine structure of the lower Matuyama polarity epoch. *Earth planet, Sci. Litt.*, **23** : 249-260.

Skinner, M. F., C. W. Hibbard *et al.*, 1972. — Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of North Central Nebraska. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **148** (1) : 148 p.

Sondaar, P. Y., 1962. — Les Hipparions de l'Aragon méridional. *Estudios geol., Inst. Invest. geol. Lucas Mallada*, **17** (3-4) : 209-305.

Stehlin, H. G., et P. Graziosi, 1935. — Ricerche sugli Asinidi fossili d'Europa. *Mém. Sté. Paléont. Suisse, Bâle*, **56** : 73 p.

Taieb, M., D. C. Johanson, Y. Coppens et J. L. Aronson, 1976. — Geological and palaeontological background of Hadar homonid site, Afar, Ethiopia. *Nature*, **260** (5549) : 289-293.

Manuscrit déposé le 1er septembre 1976.

PLANCHE I

1. — Série jugale inférieure gauche d'*Equus burchelli* du Ruanda. Collections du Musée Royal de l'Afrique Centrale, nº 32796 (Tervuren, Belgique). (× 1).
2. — Série jugale inférieure gauche d'*Equus asinus*. Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle, nº 2061 (Bâle, Suisse). (× 1).
3. — M_2 droite d'*Hipparion* provenant du membre C de la formation de Shungura de l'Omo. Nº 40-1968-3015. (× 1).
4. — $M_1M_2M_3$ gauches d'*Hipparion* provenant du membre du Denen Dora de la formation d'Hadar de l'Afar. Nº AL 259-4. (× 1).
5. — $P_2P_3P_4M_1M_2$ droites d'*Hipparion* provenant du membre E ou F de la formation de Shungura de l'Omo. Nº 58-1968-3000. (× 1).

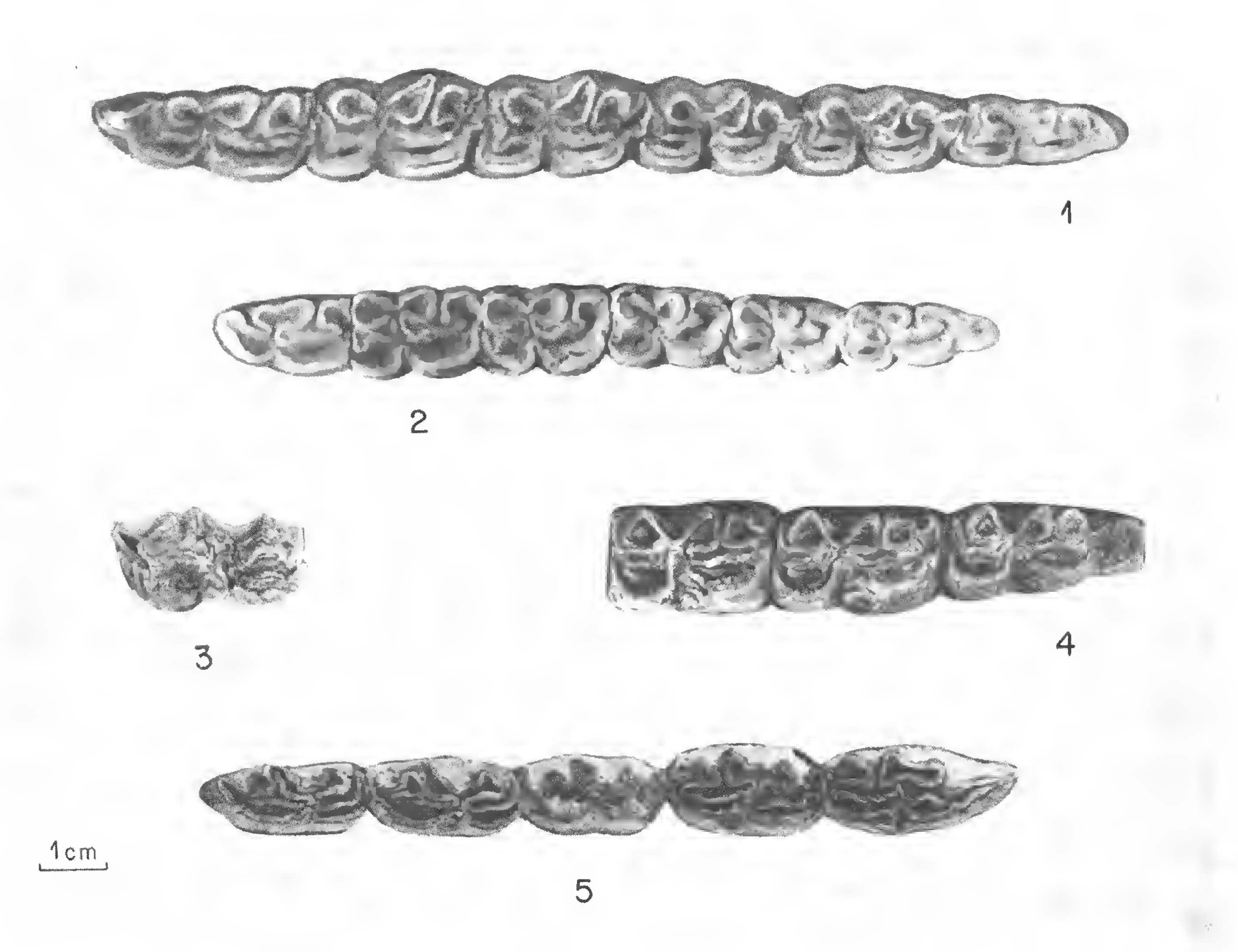


PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 438, janv.-févr. 1977,
Sciences de la Terre 60 : 69-88.

Achevé d'imprimer le 30 avril 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.